

Université de Liège
Laboratoire de Biologie générale

Groupe : Matières organiques

Comportement trophique du zooplancton en relation avec sa composition
biochimique

J.H.HECQ et A.GASPAR

Le schéma traditionnel de la chaîne trophique suggère que des relations directes existent entre le zooplancton et le phytoplancton (HARVEY, 1950; RILEY, 1970; PARSONS et LEBRASSEUR, 1970). Ce schéma est en partie applicable au sud de la Mer du Nord (C.I.P.S., 1977) et dans le Pas de Calais (HECQ, 1975), où environ une moitié du zooplancton est typiquement herbivore et l'autre moitié omnivore.

Cependant, plusieurs tentatives de corrélations instantanées de la biomasse zooplanctonique à la biomasse phytoplanctonique se sont marquées par un échec (NIHOUL et al., 1972). En effet, en un endroit donné, les maxima d'abondance des différents niveaux trophiques (producteurs herbivores, carnivores) se suivent avec un écart d'une dizaine de jours au minimum (HECQ, 1976). Or le temps de turnover du phytoplancton n'est que de trois jours. On ne peut donc expliquer pourquoi le maximum de biomasse zooplanctonique apparaît seulement dix jours plus tard, si seule cette matière organique végétale est utilisée immédiatement pour la production.

D'autre part, le taux respiratoire du zooplancton s'est révélé, à plusieurs reprises, supérieur au taux de production primaire et à fortiori, au taux de grazing sur phytoplancton (exprimé en mg C/mg C/J) (HECQ, 1973).

Ces résultats nous ont suggéré l'hypothèse que le zooplancton utilisait soit de la matière organique particulaire ou soluble, non vivante, soit de la matière organique stockée sous forme de réserves métaboliques.

La première hypothèse a été testée dans notre laboratoire en nourrissant les animaux sur substrat liquide marqué (HANSOUL, 1978). Différentes espèces de microinvertébrés (zooplancton, méiofaune) sont mises à incuber pendant des temps très courts (1 à 2 h) dans des solutions de concentrations croissantes d'Ala-³H; le taux de ³H-¹⁴C₂ dégagé permet de calculer l'importance de la nutrition sur ce substrat. La métabolisation de l'Ala dissoute est en relation linéaire avec la concentration chez les Nématodes et les animaux mous, mais elle est nulle chez les Crustacés tels que ceux rencontrés dans nos échantillons de plancton. Ces recherches

sont cependant poursuivies en ce qui concerne la nutrition sur d'autres substrats tels que glucose, etc.

L'hypothèse d'un stockage de réserves métaboliques semble se confirmer dans le cas présent. En effet, l'observation microscopique des Copépodes planctoniques montre, à certaines époques, la présence de nombreuses gouttelettes lipidiques, par exemple au mois d'octobre en fin du bloom d'automne (figure 1). Dans le but de mieux comprendre cette situation, nous avons envisagé l'étude du contenu biochimique des organismes.

Les techniques de dosage adaptées au zooplancton (GASPAR et HECQ, 1979; HECQ, GASPAR, GILLES, 1979) permettent de mesurer la teneur en composés organiques du zooplancton de taille supérieur à 200 nm. Quelques résultats concernant les composés organiques simples sont rassemblés dans la figure 2. Ils concernent deux stations caractéristiques du sud de la Mer du Nord : la Radiale n°5 en face de la côte belge en avril 1978 au début du bloom zooplanctonique, et le Pas de Calais en octobre 1977 après le bloom d'automne.

La biomasse totale est 5 à 6 fois plus élevée à Calais qu'à Ostende; le zooplancton a atteint, à cet endroit et à cette époque, sa biomasse maximale. L'analyse microscopique des espèces présentes à Calais, montre du zooplancton à l'état pur (sans phytoplancton), alors que de nombreux *Phaeocystis* contaminent les échantillons d'Ostende. Le rapport poids sec-poids frais est constant dans les deux stations et correspond à la valeur trouvée dans tous nos échantillons (HECQ, GASPAR, DAUBY, 1979) tant en Mer du Nord qu'en Méditerranée. La teneur en lipides totaux est très importante à Calais : de 40 à 50% du poids sec. La teneur en sucres totaux au Pas de Calais (2.1 %) correspond à une valeur constante rencontrée dans la littérature (RAYMONT et CONOVER, 1961; MAYZAUD et MARTIN, 1975; ⁰BAMSTEDT, 1978), alors qu'elle est exceptionnellement élevée à la côte. Cette valeur de 21 % correspond vraisemblablement à la présence du phytoplancton; en tenant compte de cette valeur on peut estimer que la biomasse phytoplanctonique dans notre échantillon est d'environ 40%. Si on néglige ce phytoplancton, on se rend compte que la teneur en protéine à la côte varie entre 30 et 60% du poids sec et la teneur en lipide est au maximum de 20%.

La comparaison des deux échantillons montrent qu'en début de pic zooplanctonique, alors que le pic phytoplanctonique est maximum, la

biomasse animale totale est faible et la teneur protéinique correspondante est élevée : la matière organique serait directement utilisée pour la croissance protéinique et la reproduction (augmentation du nombre d'individus), le métabolisme respiratoire est d'ailleurs très élevé à cette époque (figure 3).

Dans le second échantillon, en fin de bloom, la biomasse a atteint sa valeur maximale et la teneur protéinique est plus faible; par contre, sa teneur lipidique augmente (près de 50%) . Le taux respiratoire, moins élevé qu'en début de bloom (QR plus faibles) indique cependant une activité métabolique supérieure à celle du grazing; la biomasse phytoplanctonique est faible. On peut donc imaginer qu'à ce moment les animaux vivent sur leurs réserves.

Ce type de situation est comparable à celle du Korsfjorden (Norvège) où BÅMSTEDT (1978) montre que la proportion de sucres dans Chiridius armatus (Copépode) sont constantes toute l'année (figure 4), alors que la proportion de lipides présente des variations en phase avec les époques du bloom; ceux-ci décroissent régulièrement de l'été à l'hiver et ce n'est qu'au printemps que de grandes quantités sont stockées. Cet auteur suggère que ces variations sont liées aux phénomènes trophiques. La teneur lipidique moyenne individuelle (figure 5) décroît également d'août à mars et cette diminution est consécutive à la croissance individuelle en protéines.

CONOVER et CORNER (1968) ont déterminé les contenus lipidiques de Calanus finmarchicus et de Metridia longa dans le Golfe du Maine, de septembre à mai (figure 6) : on remarque que le contenu lipidique de l'espèce herbivore Calanus finmarchicus est toujours plus élevé que celui de l'espèce carnivore Metridia longa et que ce contenu décroît progressivement, pendant l'hiver, chez les deux espèces.

Enfin, CORNER et COWEY (1968) et LEE, HIROTA et BARNETT (1971) ont montré que le contenu lipidique de différentes espèces de crustacés pouvait être utilisé avec un pourcentage différent selon les espèces (figure 7). Ainsi, Calanus finmarchicus qui peut stocker des lipides

jusqu'à 40% de son poids sec, n'utilise, lors d'un jeûne expérimental, que 1 à 2% de ces lipides par jour alors que des espèces omnivores telles que Acartia clausi consomment 60% de leur poids de lipide par jour. Il semble donc que les herbivores peuvent contrôler la combustion de leurs lipides de manière plus rationnelle que les carnivores.

En conclusion, on pourrait généraliser les relations trophiques zooplanctoniques de la manière suivante. Lors des maxima phytoplanctoniques, de faibles quantités de zooplancton (figure 8) se nourrissent abondamment des végétaux (grazing important) et leur taux respiratoire est élevé ($> 1 \text{ mg C/mg C/J}$) et une grande partie de l'énergie ingérée est utilisée pour la production protéinique (croissance et reproduction) (= phase 1). Pendant cette phase, l'activité amylasique serait la plus élevée. BOUCHER et SAMAIN (1974) ont montré la relation étroite existant entre grazing et activité amylasique (figure 9). En fin de pic phytoplanctonique, le zooplancton herbivore commence à stocker les graisses et atteint son maximum de biomasse (phase 2).

Après la disparition du phytoplancton, les herbivores modifieraient leur bagage enzymatique digestif, ce qui leur permettrait d'utiliser, d'une part leurs réserves lipidiques, et d'autre part les matières organiques dissoutes ou particulaires non vivantes, résultant de la dégradation du phytoplancton, ou d'origine exogène (phase 3). Chez les herbivores, l'utilisation des lipides serait adaptative et la notion de jeûne ne pourrait être considérée comme catastrophique mais bien comme un moyen d'étaler la durée d'utilisation du stock phytoplanctonique en dehors des pics généralement fugaces.

Les deux premières phases se déroulent en une dizaine de jours. En intégrant les stocks et les flux du phytoplancton et de zooplancton sur ces trois phases, les bilans peuvent s'équilibrer alors que les relations instantanées sont déséquilibrées positivement ou négativement selon l'époque des pics. Cette modification du régime alimentaire au cours de la vie des organismes est démontrée à un niveau trophique supérieur pour Paloemon serratus (DARNELL, 1958; PANDIAN, 1969) où l'activité amylasique atteint rapidement un haut niveau durant le 2ème stade Zoe et l'activité protéolitique

n'apparaît que pendant le 5ème stade Zoe ou le stade Mysis.

Une quatrième phase (figure 8) doit être considérée en fin de pic de printemps avec l'apparition des carnivores, au mois de juin : ce sont les Cladocères Evadne nordmanni, Podon leuchosti et Podon intermedius (HECQ, 1976). Après le pic d'automne, les carnivores présents sont les Chaetognathes Sagitta setosa (HECQ, 1976; HECQ et al., 1975; HECQ, 1978). Ces animaux ont une forte activité protéasique (BOUCHER et al., 1975).

Pour mieux comprendre les mécanismes de ce schéma relativement simple, nous nous attachons à mieux définir l'alternance de ces régimes alimentaires par des mesures nutritionnelles sur substrats divers, et par une analyse fine de la composition biochimique lors des pics et surtout en mesurant leur activité carbohydrasique, lipasique et protéasique.

Bibliographie

- BAMSTEDT, U., 1978.- Studies on the deep-water pelagic community of Korsfjorden, Western Norway. Seasonal variation in weight and biochemical composition of Chiridius armatus (Copepoda), Boreamysis arctica (Mysidacea), and Eukrohnia hamata (Chaetognatha) in relation to their biology. Sarsia, 63, 145-154.
- BOUCHER, J. et SAMAIN, J.F., 1974.- L'activité amylasique. Indice de la nutrition du zooplancton; mise en évidence d'un rythme quotidien en zone d'upwelling. Tethys, 6 (1-2), 179-188.
- C.I.P.S., 1977.- Chaîne trophique et cycle des nutriments. Modèle mathématique de la Pollution en mer du Nord. Rapport de synthèse, 8. Ed. Nihoul et Polk.
- CONOVER, R.J. et CORNER, E.D.S., 1968.- Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycle. J.mar.biol.Ass. U.K., 48, 49-75.
- CORNER, E.D.S. et COWEY, C.B., 1968.- Biochemical studies on the production of marine zooplankton. Biol.Rev., 43, 393-426.
- DARNELL, R.M., 1958.- Food habits of fishes and larger invertebrates of Lake Pontchartrain, Louisiana, an estuarine community. Publs. Inst. mar.Sc.Univ. Texas, 5, 353-416.
- GASPAR, A. et HECQ, J.H., 1979.- Mise au point des techniques du dosage des composés organiques du zooplancton (en cours de rédaction).
- HANSOUL, D., 1978.- Métabolisme d'un composé organique azoté soluble (alanine) par des organismes benthiques du milieu estuarien. Thèse de licence.
- HARVEY, H.W., 1950.- On the production of living matter in the sea off Plymouth. J.mar.biol.Ass.U.K., 29, 97-137.
- HECQ, J.H., 1973.- Essais du dosage du taux respiratoire du zooplancton en mer du Nord. Modèle mathématique de la Pollution en mer du Nord. Technical Report, Biol.06, 1-19.
- HECQ, J.H., 1975.- Cycle annuel du zooplancton à Boulogne-sur-Mer (Pas de Calais) 1970-71. I. Le méroplancton. Ses variations saisonnières. Bull.Soc.Roy.Sc.Lg., n°5-6, 477-485.
- HECQ, J.H., 1976.- Cycle annuel de zooplancton à Boulogne-sur-mer (Pas de Calais) 1970-71. II. L'holoplancton. Bull.Soc.Roy.Sc.Lg, n°9-10, 443-457.
- HECQ, J.H., 1978.- Caractérisation du comportement des masses d'eau de petite dimension par les indicateurs zooplanctoniques. XXVIème Cong. C.I.E.S.N. Antalya.

- HECQ, J.H., HEYDEN, D. et MOERMANS, R., 1975.- Biologie de Sagitta setosa dans le Pas de Calais et le sud de la Mer du Nord. Bull.Soc.Roy.Sc.Lg., 9-10, 653-667.
- HECQ, J.H., GASPAR, A. et GILLES, R., 1979.- Biochemical composition of marine zooplankton : first approach (en cours de publication).
- HECQ, J.H., GASPAR, A. et DAUBY, P., 1979.- Cycle annuel de la composition biochimique du zooplancton dans la baie de Calvi (en cours de publication).
- LEE, R.F., HIROTA, J. et BARNETT, A.M., 1971.- Distribution and importance of wax esters in marine copepods and other zooplankton. Deep-Sea Res., 18, 1147-1165.
- MAYZAUD, P. et MARTIN, J.L.M., 1975.- Some aspects of the biochemical and mineral composition of marine plankton. J.exp.mar.Biol.Ecol., 17, 297-310.
- NIHOUL, C.J., PICHOT, G., HECQ, J.H. et DUBOIS, D.M., 1972.- Exploitation des données et modelage du système marin.C.I.P.S., Modèle math. de la Pollution en mer du Nord. Rapport de synthèse, 2, 9-33.
- PANDIAN, T.J., 1969.- Feeding habits of the fish Megalops cyprinoids BROUSSONET in the Cooum backwaters, Madras. J.Bombay nat.Hist.Soc., 65, 569-580.
- PARSONS, T.R. et LEBRASSEUR, R.J., 1970.- The availability of food to different trophic levels in the marine food chains. In Marine Food Chains, ed.Steele, Oliver et Boyd, Edinburgh, 325-343.
- RAYMONT, J.E.G. et CONOVER, R.J., 1961.- Further investigation on the carbohydrate content of marine zooplankton. Limnol.oceanogr., 6, 154-164.
- RILEY, G.A., 1970.- Particulate and organic matter in sea water. Adv. mar. Biol., 8, 1-118.

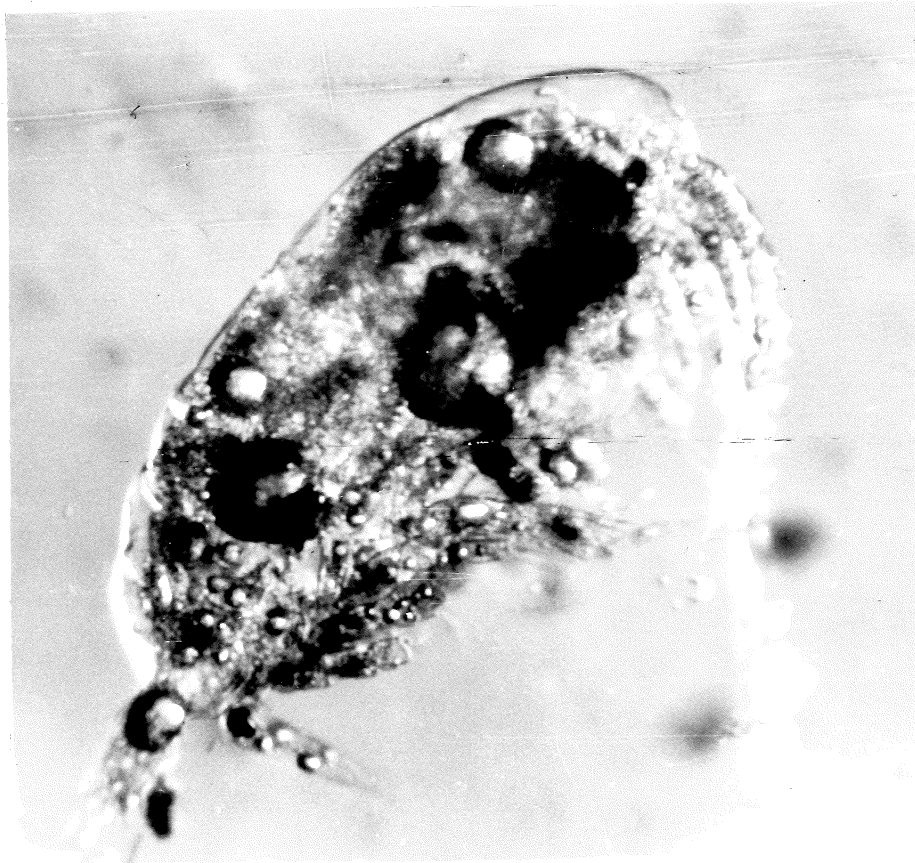


Fig.1.- Observation microscopique de copépode montrant l'accumulation de lipides sous forme de gouttelettes.

Fig.2.- Teneur en composés organiques du zooplankton dans 2 stations de la Mer du Nord.
Les résultats sont exprimés en pourcentage de poids sec.

	Radiale 5 - Avril 78	Calais - Octobre 77
Poids frais	0.5 g/ m ³	2.8 g/m ³
PS /PF	12%	12.6%
Protéines/PS	29.4%	31%
Sucres totaux/PS	21.6%	2.1%
Sucres libres/PS	4.3%	1.4%
Lipides/PS (non purifiés (purifiés	9.2%	50%
Chitine/PS		37%
N ₂ total/PS		3%
N ₂ non protéique/PS		8%
P total		3.5%
P cendres/PS		0.5%
		11-12%

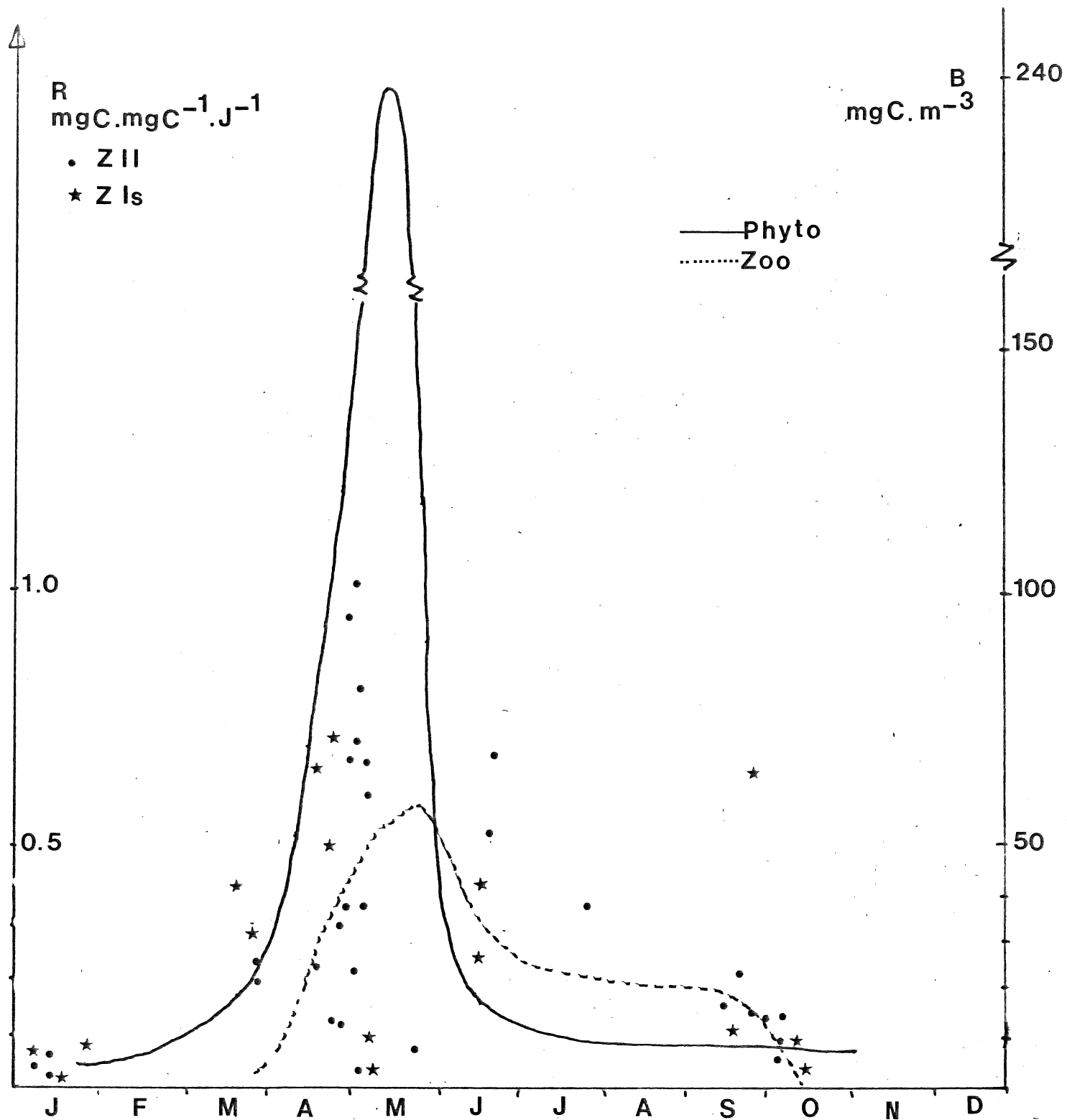


Fig.3.- Variation annuelle du taux respiratoire du zooplancton
 dans le Southern Bight. Biomasses moyennes du phytoplancton
 et du zooplancton.

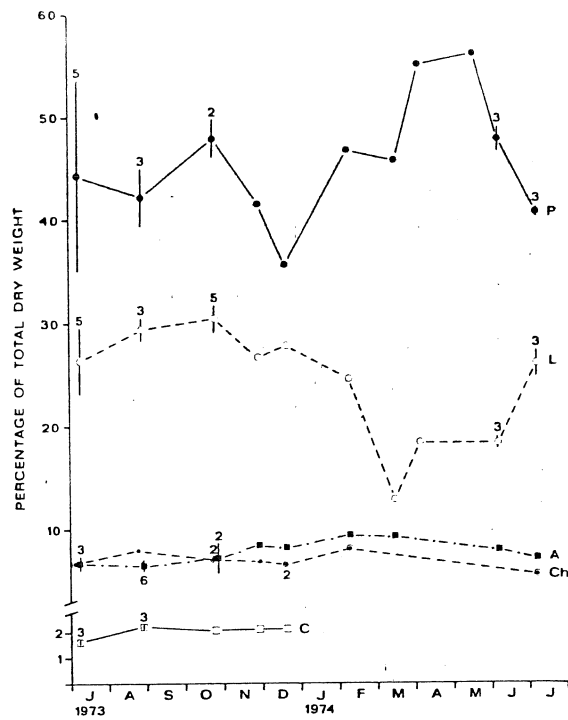


Fig.4.- Variation saisonnière de la proportion moyenne (en pourcentage du poids sec) en protéines (P), lipides (L), cendres (A), chitine (Ch) et sucres (C) chez les femelles adultes de Chiridius armatus.

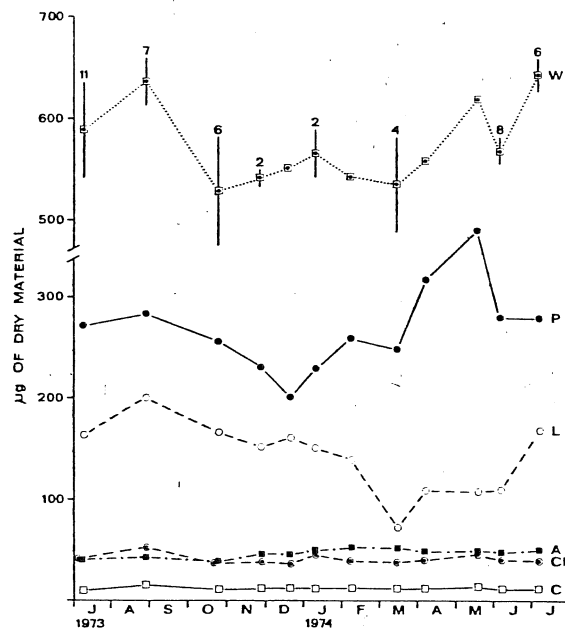


Fig.5.- Variation saisonnière du poids sec (W) individuel moyen, et du contenu individuel moyen en protéines (P), lipides (L), cendres (A), chitine (Ch) et sucres (C) chez les femelles adultes de Chiridius armatus.

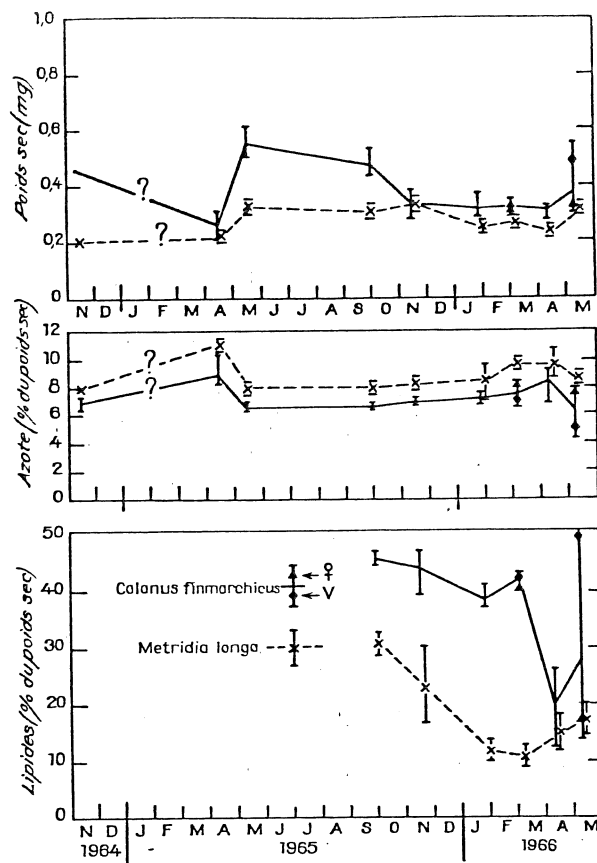


Fig.6.- Variations saisonnières du poids sec, de l'azote et des lipides pour les copépodes Calanus finmarchicus et Metridia longa du Golfe du Maine. (d'après Conover et Corner, 1968).

Espèce	PS (mg)	Respiration ($\mu\text{l O}_2/\text{mg PS}/\text{jour}$)	Teneur en lipide ($\mu\text{g}/\text{mg PS}$)	% de lipide utilisé par jour
1 <i>Acartia clausi</i>	0,0045	68,9	58	57,5
2 <i>Metridia longa</i>	0,25	35,0	160	10,5
3 <i>Calanus finmarchicus</i> . .	0,40	25,0	250	4,9
4 <i>Calanus hyperboreus</i> . .	2,3	12,5	350	1,7
5 <i>Pareuchaeta norvegica</i> . .	3,0	17,5	300	2,8
6 <i>Euphausia superba</i> . . .	5,4	35,3	98	17,4
7 <i>Gaussia princeps</i> ♀ . . .	5-6	—	263	6,1
8 <i>Megacalanus longicornis</i> ♀	8	—	348	15,4
9 <i>Gaetanus brevicornis</i> ♀ .	4-5	—	333	24,8

Fig.7.- Diminution des réserves lipidiques dans des crustacés planctoniques non nourris, déterminés théoriquement d'après la respiration (1-6) et directement (7-9). (d'après Corner et Cowey, 1968 et Lee, Hirota et Barnett, 1971).

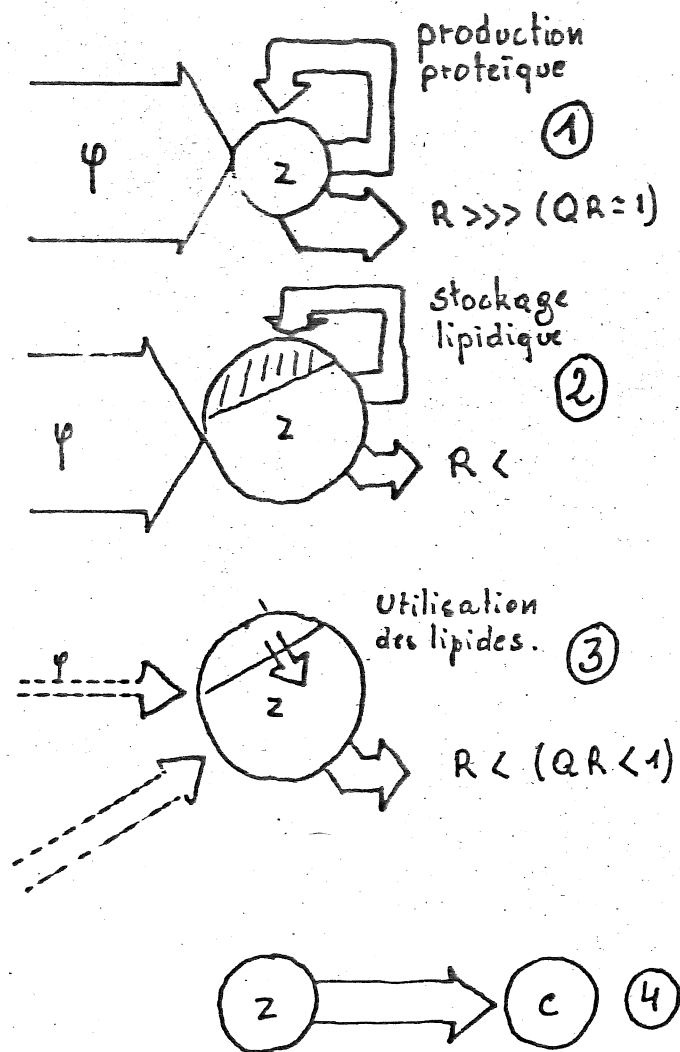
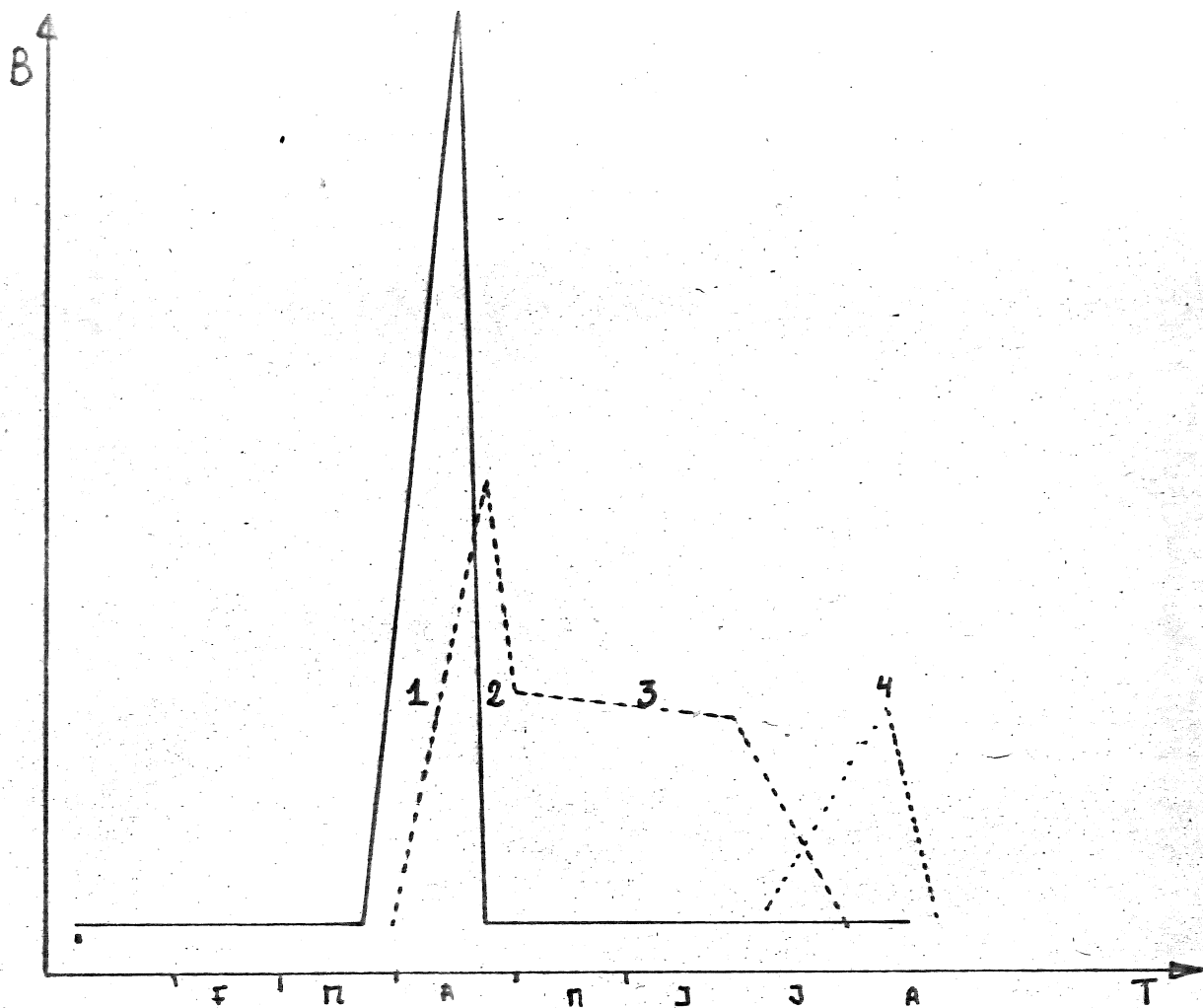


Fig.8.- Essai de schématisation de l'évolution du niveau trophique du zooplancton.

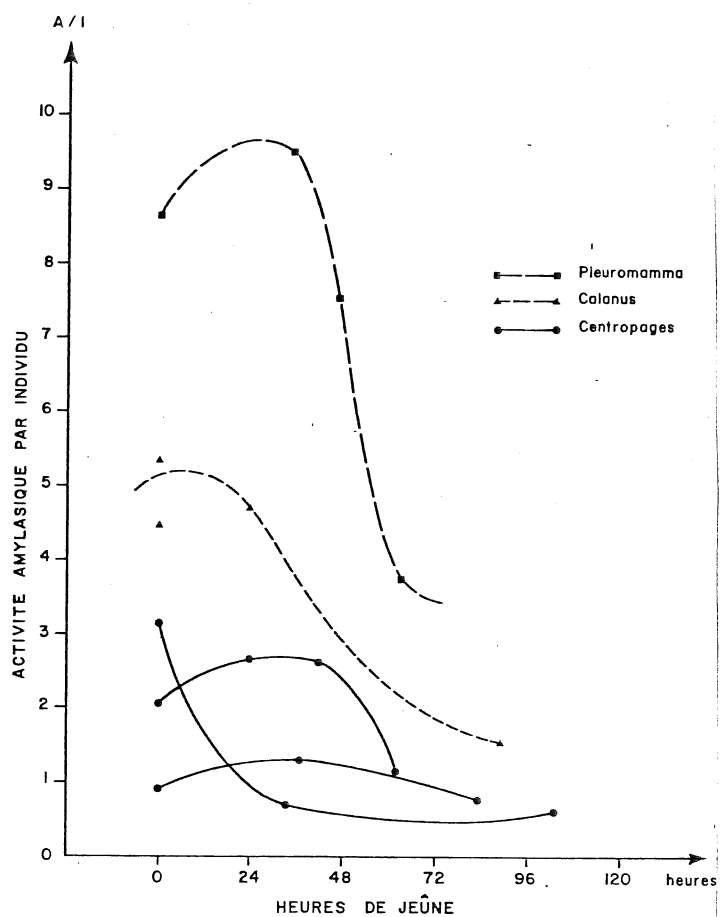


Fig.9.- Décroissance du taux d'activité amylasique par individu en fonction du nombre de jours de jeûne .(d'après Boucher et Samain, 1974).